Contribution a l'Interprétation objective des Formes et de leurs rapports dans la classe Hydrozoa

par Gilbert Ranson.
Docteur ès-sciences,
Assistant au Muséum National d'Histoire Naturelle.

Les faits morphologiques et biologiques décrits séparément, on le sait, ont une valeur simplement documentaire. On leur donne une valeur scientifique en les reliant, en les groupant afin d'obtenir une vue d'ensemble cohérente et logique sur le monde vivant, expression des rapports réels entre les êtres et de ceux-ci avec le milieu extérieur.

L'anatomie comparée, l'embryologie comparée, l'histologie comparée, appuyées par la théorie coordinatrice de l'évolution, ont permis de dresser un tableau d'ensemble du monde vivant, reflet de plus en plus exact des rapports entre les êtres. Mais l'étude de ces relations, dont les lois de la morphologie et l'arbre généalogique sont le résultat, est un premier pas dans l'analyse des phénomènes de la vie, exprimant seulement une résultante, une conséquence, dont les composantes sont dans les relations des animaux avec le milieu extérieur. Cela est si vrai que ce monument grandiose de la science du monde vivant a pu être réalisé seulement grâce à l'expression des formes en fonction du milieu. Comme toujours, dans la marche de l'esprit humain pour la connaissance, cette conception a été tout d'abord philosophique, idéaliste, finaliste. Son rôle historique est indéniable. Elle démontre précisément la nécessité, pour comprendre la vie, de relier constamment les formes vivantes avec le milieu auquel elles sont indissolublement liées. Mais à la période d'interprétation philosophique fait suite celle de l'interprétation objective, scientifique. Les nouvelles techniques, biologie expérimentale, génétique, chimie biologique, etc., nous permettent maintenant de concevoir les formes non plus en fonction de leur utilité ou du mode de vie à venir, mais des réactions morphogéniques entre le protoplasma spécifique et les éléments physiques, minéraux et organiques du milieu extérieur.

La nécessité de cette nouvelle façon d'envisager les faits s'est dégagée progressivement à mesure que des techniques nouvelles étaient créées pour résoudre des problèmes se posant, auxquels les précédentes ne pouvaient pas donner de solution. En effet, l'ancienne

interprétation, appuyée sur les premières techniques, a dégagé nettement les grands groupes, embranchements, classes, pour lesquels les lois de la morphologie expriment assez bien les rapports ; mais elle s'est montrée moins efficace dans les groupes particuliers, ordres, familles, genres, espèces. La recherche des rapports morphologiques à cette échelle a nécessité de nouvelles techniques et une autre expression des faits est devenue indispensable. Il s'agit toujours, malgré tout, de résoudre des questions de formes, le problème de la vie étant essentiellement morphogénique. Le tableau zoologique nous enseigne précisément qu'il n'existe pas de protoplasma vivant sans forme ; c'est là la propriété fondamentale de celui-ci. Protoplasma vivant et forme ne font qu'un. Nous continuons maintenant l'œuvre si magistralement commencée, afin d'obtenir un tableau zoologique étant, jusque dans ses détails, l'expression des rapports exacts entre les éléments de celui-ci et de ces derniers avec le milieu ambiant. Ce tableau constitue par conséquent un instrument puissant de l'analyse du problème du fonctionnement protoplasmique de l'espèce, donc de sa forme. Mais pour cela, il nous faut utiliser, concurremment aux anciennes, toutes les techniques modernes nouvelles et faire de la Systématique la synthèse des résultats de nos études sur le déterminisme protoplasmique des particularités morphologiques. Elle consiste, en effet précisément, à tracer scientifiquement ce tableau. Quant à l'évolution des espèces, la question se présente alors sous un autre jour ; elle est transposée sur le plan protoplasmique.

J'ai étudié la classe *Hydrozoa* dans cet esprit. Les structures et leurs rapports sont interprétés en fonction du métabolisme protoplasmique. Il s'agit donc d'un nouveau mode d'expression de ceux-ci avec, par conséquent, tous les défauts et les lacunes afférents à un premier essai de cet ordre.

Classe Hydrozoa Huxley, 1858

Pour des raisons développées dans l'étude consacrée aux Méduses de la Collection du Prince de Monaco, je considère les Siphonophores comme une autre classe naturelle, bien distincte, de l'embranchement des Cœlentérés.

La classe *Hydrozoa* peut se définir alors de la façon suivante : *Cœlentérés à stade Hydroïde fixé ou nageur au cours du cycle vital. Bouche saillante sans stomodœum ; cavité gastrique sans cloisons ; gonades sous l'ectoderme.*

On est obligé, encore actuellement, de séparer la classification des Méduses de celle de leurs Hydroïdes. De nombreux essais d'unification ont été tentés, mais nos connaissances ne sont pas suffisantes pour arriver à un résultat pouvant servir de base sûre. Cependant,

tous ces essais nous conduisent progressivement vers la solution ; ils constituent l'analyse première et indispensable du problème à résoudre, par l'utilisation des résultats de toutes les techniques à notre disposition. Tous les efforts convergent vers le même but. Je vais essayer d'envisager la question sous un angle nouveau, recherchant là un premier essai d'interprétation objective des faits se présentant à nous.

En 1901, Delage et Hérouard disent : « La correspondance entre les Gymnoblastes et Anthoméduses d'une part et les Calyptoblastes et Leptoméduses d'autre part, est absolue à deux exceptions près : l'Anthoméduse *Lizzia* correspondrait, d'après Allman, au Calyptoblaste *Leotpscyphus*, et la Leptoméduse *Octorchis*, d'après Claus au Gymnoblaste *Campanopsis* ». Depuis, d'autres exceptions ont été signalées et le principe de la correspondance a été mis en doute, la séparation entre les deux groupes d'Hydroïdes n'étant plus jugée possible.

Les Calyptoblastes étaient considérés comme des Hydroïdes ayant seuls un périderme s'écartant de l'épiderme au sommet des pédoncules des hydranthes et formant des hydrothèques autour de ces derniers. Or, d'une part, les *Bougainvilleidæ* ont un périderme enveloppant quelque peu les hydranthes « ce qui leur donne un faux air de Calyptoblastidés ». (Delage et Hérouard, 1901, p. 59). D'autre part, des Calyptoblastes *Campanulinidæ* et les *Haleciidæ* ont un périderme réduit ne formant pas d'hydrothèques. De plus, certaines Trachyméduses parmi les plus simples, sont bourgeonnées par des Hydroïdes (*Microhydra Ryderi* Potts, 1885, *Haleremita cumulans* Schaudinn, 1894) dont la distinction avec les Gymnoblastes n'a pas encore pu être établie nettement. Par ailleurs, si nous considérons les autres Trachyméduses et les Narcoméduses comme des Méduses d'Hydroïdes nageurs, il devient nécessaire de rechercher la place de ces derniers dans la classification générale des Hydroïdes ; ceci me paraît plus difficile encore car dans la plupart des cas le stade polype est très fugitif. Ainsi le premier critérium : présence ou absence d'hydrothèques n'est pas assez général pour servir de base à la distinction des ordres. C'est un caractère morphologique subalterne, si je puis dire, dont l'emploi caractérise un « moment » de notre connaissance ; il doit maintenant être utilisé pour distinguer des groupes moins généraux.

Une fois admise l'existence d'une classe *Hydrozoa* bien définie par la présence d'un stade Hydroïde à structure morphologique précise, au cours du cycle vital (Hydroïde fixé ou nageur), alors apparaît la possibilité de définir les Hydroïdes d'après les Méduses auxquelles ils donnent naissance, les *Hydridæ* ne produisant ni Méduses ni bourgeons médusaires. Nous aurions pour les autres : Hydroïdes bourgeonnant des Anthoméduses ou bourgeons médusaires

assimilés ; Hydroïdes bourgeonnant des Leptoméduses ; Hydroïdes donnant soit par bourgeonnement, soit directement par accélération évolutive, des Trachyméduses ; Hydroïdes donnant directement ou à la suite de métamorphoses, des Narcoméduses. Il est impossible de désigner ces ordres en utilisant des noms d'Hydroïdes, puisque je l'ai dit précédemment, ceux-ci ne peuvent être définis dans le cas des Trachyméduses supérieures et des Narcoméduses. Il devient donc nécessaire de désigner les ordres Hydroïdes-Méduses par des noms se rapportant aux Méduses. On pourrait je pense accepter les termes suivants de Hæckel :

Anthusæ Hæckel 1877 ; *Leptusæ* Hæckel 1866 ;
Trachusæ Hæckel 1866 ; *Narcusæ* Hæckel 1877.

On a trouvé de nombreuses objections à cette façon de voir. Examinons-en quelques-unes. Beaucoup d'Hydroïdes se reproduisent sans Méduses libres. Tout d'abord, nous devons rappeler quelques faits importants à cet égard. Chez *Syncoryne mirabilis* et *Campanularia caliculata*, les Méduses ordinairement fixées peuvent se libérer dans certaines conditions. Giard a noté, en 1898, la libération des Méduses dans la seconde espèce, à la fin de la période de reproduction, pendant l'été. Des recherches expérimentales montreront peut-être la possibilité, dans des conditions de nutrition données, pour certaines espèces d'Hydroïdes, se reproduisant seulement par gonophores, d'émettre des Méduses complètes. Mais cela, va sans dire, il subsistera très certainement un grand nombre d'espèces se reproduisant toujours seulement par gonophores. Cependant, on se trouve ici en présence de groupes moins généraux, et on ne peut pas nier la possibilité de les mettre à leur place exacte dans la classification en prenant pour critérium des caractères plus particuliers. En appliquant toutes les techniques, pour l'étude de leur cycle vital complet, il est bien rare de ne pas trouver un ensemble de caractères permettant d'établir leurs véritables affinités. La classification ne fait pas usage d'un seul caractère « passe-partout » pour tous les groupes depuis le genre jusqu'à l'embranchement.

Entre les deux ordres Antho et Leptoméduses la distinction ne semblait pas nette autrefois, mais elle se précise de plus en plus à mesure du progrès de nos connaissances. Ainsi les *Williadæ* nous apparaissent nettement comme une famille composée d'espèces à caractères d'Anthoméduses, mais avec apparition du caractère de Leptoméduse : gonades sur les parois stomacales et sur les parois de poches stomacales perradiaires. La structure des gonades permet très bien de les distinguer en les rapprochant des formes voisines des *Tiaridæ*. Chez certaines formes inférieures des Leptoméduses, les gonades font leur apparition dans des poches dépendant de la cavité gastrique mais s'isolant, par la suite, complètement de l'estomac et dépendant alors du canal radiaire ; à partir de ce moment les gonades

ne se développent jamais sur les parois stomacales. D'autre part, notre connaissance des formes à caractères intermédiaires est toujours la plus rudimentaire. Les formes typiques d'un groupe sont mieux connues et leur place est fixée très rapidement. Pour les premières il faut de nombreuses observations, recherches, utilisation de techniques diverses et aussi une interprétation de plus en plus objective des particularités morphologiques pour arriver à déterminer leurs affinités précises.

Ainsi, j'ai montré la nécessité de placer l'espèce *Chromatonema rubrum* Fewkes, 1882, dans les *Williadæ*. Il y a certainement encore dans le genre *Ptychogena* et dans d'autres, des espèces dont la place exacte est avec ces dernières. Nous ne pouvons pas nous baser sur les lacunes dans notre connaissance des formes intermédiaires pour conclure à l'impossibilité d'établir une délimitation nette entre deux groupes zoologiques. HARTLAUB, en 1913, a insisté sur l'incertitude régnant à l'égard d'un certain nombre d'espèces placées jusqu'ici avec les Leptoméduses. Comme je le montre ailleurs, les *Tiaridæ* et les *Williadæ* sont nettement des Anthoméduses. Nous assistons, en effet, progressivement en partant des *Codonidæ* et *Cladonemidæ* à la ségrégation des gonades sur les parois stomacales avec complication secondaire chez les *Tiaridæ* dans le sens oro-aboral, toutes ces particularités résultant d'une modification progressive du fonctionnement stomacal. Mais je considère les Tiarides comme des Anthoméduses typiques, les plus « évoluées » et ne présentant nullement des caractères de Leptoméduse. Chez les *Williadæ*, nous voyons apparaître les indices d'un nouveau fonctionnement stomacal, résultant d'une constitution protoplasmique différente. L'ombrelle montre le début d'une croissance transversale suivant le diamètre, au lieu de se faire uniquement en hauteur dans le sens oro-aboral, nouveau mode allant se préciser complètement chez les Leptoméduses et d'où il résultera une position et une structure différentes des gonades et aussi une nouvelle organisation du bord de l'ombrelle.

L'existence de formes intermédiaires entre les Antho et Leptoméduses se précise encore par l'existence correspondante de formes Hydroïdes nettement intermédiaires. D'une part, les *Laodiceidæ* ont probablement une génération polype voisine de *Cuspidella* bourgeonnant des Méduses du genre *Laodicea*. Or chez ces Hydroïdes il n'y a pas encore de véritable hydrothèque comme chez les *Campanularidæ* mais un tube de périsarque comparable à celui de *Tubularia*.

D'autre part, il y a des Gymnoblastes bourgeonnant des Leptoméduses : on a vu plus haut les deux cas rappelés par DELAGE et HÉROUARD en 1901. STECHOW, en 1913, signale un nouveau cas chez *Campanopsis dubia*. D'après GEMMIL (1921) la Leptoméduse *Melicertidium octocostatum* aurait un polype dépourvu de périderme.

Cependant, il faut le reconnaître, notre connaissance de ces espèces est encore bien incomplète, et l'utilisation de toutes les techniques actuellement à notre disposition permettra très probablement, par l'étude de leur cycle vital complet de déterminer leurs affinités réelles et de les mettre à leur place exacte dans la classification. Lors de l'étude des familles, les mêmes hésitations se produiront à propos des espèces intermédiaires et on verra combien il y a encore de lacunes dans notre connaissance de celles-ci.

A mon avis, les *Williadæ*, sont les formes terminales complexes de l'ordre des *Anthomedusæ* ; les *Laodiceidæ* étant les formes simples, de base, des *Leptomedusæ*. C'est un phénomène beaucoup trop général pour être nié : dans tous les groupements, depuis le genre jusqu'à l'embranchement, nous le voyons se reproduire. Dans le genre, nous trouvons des espèces simples à la base et des espèces complexes au sommet avec des formes typiques entre les deux. Dans la famille on trouve des genres de base simples et des genres complexes au sommet avec des genres typiques entre les deux, etc... Les formes complexes d'un groupement présentent des affinités avec les formes simples de base du groupement suivant et vice-versa. (Les termes « simple » et « complexe » étant relatifs, cela va sans dire, à un groupement considéré seul). C'est pourquoi je ne peux admettre la conception de Poche (1914), réunissant en un seul ordre *Hydridea*, les trois premiers ordres : *Hydridæ*, *Anthomedusæ* et *Leptomedusæ*. Il n'y aurait d'ailleurs pas de raison pour ne pas réunir sous le même nom les ordres suivants *Hydracorallidæ*, *Trachy* et *Narcomédusæ*, ayant aussi une phase polype au cours de leur développement. Mais nous sommes là en présence d'un caractère de classe et les ordres sont définis par des caractères un peu plus particuliers. Les ordres ci-dessus sont, à mon avis, absolument naturels et distincts. Les *Hydridæ* doivent être séparés également des *Antho* et *Leptomedusæ*. Pour appuyer ma façon de voir je suis obligé d'examiner comment doit se concevoir objectivement le bourgeonnement médusaire. Le développement des Trachyméduses supérieures et des Narcoméduses pourrait nous conduire à envisager la Méduse comme un polype transformé. Mais cependant nous voyons le plus souvent les éléments polypoïdes disparaître, faisant place à de nouveaux éléments morphologiques, médusaires ; les caractères médusaires sont très précoces et dominent très tôt l'organisation polypoïde. En réalité, la Méduse n'est pas un polype transformé, c'est autre chose de très particulier dont nous allons essayer de comprendre le déterminisme. Il est donc impossible de comparer dans le détail les particularités morphologiques de l'un et de l'autre et de vouloir les assimiler. Cette même idée a été émise pour les particularités morphologiques du Siphonophore. Entre le polype et la Méduse, il y a seulement, du point de vue morphologique, une relation générale de Coelentéré ; seules les cavités

archentériques avcc les deux feuillets sont homologues ; tout le reste diffère essentiellement.

Examinons d'abord un cas intermédiaire. *Campanularia caliculata* Hincks bourgeonne des Méduses incomplètes (*Agastra mira* Hartlaub) susceptibles de rester fixées ou d'être libérées suivant les circonstances comme l'a montré GIARD (1898). Cet auteur considère la Méduse comme incomplète, et d'après lui, cette espèce fait la transition entre les Campanulaires ne possédant que des gonothèques et les Hydroïdes produisant des Méduses. GŒTTE (1907) a trouvé des bourgeons avec des tentacules disparaissant par la suite, lc fait ayant lieu chez les individus fixés ou mobiles ; chez les mâles le développement des tentacules est moindre et la disparition plus précoce. Ces auteurs ont justement considéré ce cas comme le résultat de la formation d'une Médusc incomplète et la disparition des tentacules doit être considérée comme le résultat d'un développement primaire et incomplet de ces organes.

(A suivre.)